## 喜马拉雅山脉的隆升对杜鹃属区系形成的影响\*

方瑞征 闵天禄

(中国科学院昆明相而研究局)

杜鹃属 (Rhododendron L.) 是一北温带分布的大属[2]。 这一属的分布区是广阔的,但种的分布区则通常是狭域的。约90%的种集中于亚州[6],而主要的分布中心在我国西南山区及相邻的缅甸北部和东喜马拉雅地区,大致是北纬24°—30°、东经86°—105°的范围内。

## 西藏杜鹃的区系与分布

杜鹃属植物在西藏植物区系和植被组成中占有显著的位置,约170种以上(不包括亚、变种),为国产总数(约440余种)的38%,居于西藏被子植物大属的首位,其种类的丰富程度仅次于云南。

		W.	云	J15	青海	鋼	印度	不	協企	厄泊尔	克 什 米 尔	思謝知坦	富汗
NE		2	5	4	2	3	2	2	2	2	1	1	1
	细	4	6	6	3	6	3	4	4	4	1	1	1
YE	组	37	42	27	4	30	16	21	20	13	2	1	2
	种	170	225	135	6	71	37	36	32	17	5	3	2
特	有 种	47	80	63		14	10	5	1				2

表 1 分布西藏及順弧地區的美群和种數

表 2 毗邻西藏地区与西藏共有的类群统计

	풀	四	青	狮	申	不	傷	尼	克	E	阿
	南	Jij	海	甸	度	丹	金	泊尔	米尔	当斯坦	富汗
E 41	34	18	4	29	16	21	20	13	2	1	1
种	85	24	2	40	18	35	31	18	2	1	

<sup>\*</sup> 本文得到吴征镒、李锡文先生指导和帮助。并曾在1980年5月召开的青藏高原科学讨论会上宣读。

表 3 西藏及其邻近国家和地区杜鹃属的种类统计

Sect. H. Subsect.  "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "	Hymenanthes Iymenanthes ect. Arborea Argyrophylla Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	95 95 4 1 9 8	何 31 31 1	度 16 16 1	升 17 17 1	金 18 18 2	泊 尔 9 9	1 2	巴基斯坦	行
Sect. H. Subsect	Hymenanthes Iymenanthes ect. Arborea Argyrophylla Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	95 95 4 1 9 8	31 31 1	16 16 1	17 17	18 18	9	2	1	77
Sect. H. Subsect.  "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "	Arborea Argyrophylla Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	95 4 1 9 8	31	16	17	18				
Subsect Risect R	Argyrophylla Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	1 9 8	1	1			9		1	
n n n n n n n n n n n n n n n n n subgen. R Sect. R!	Argyrophylla Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	1 9 8			1	2			1	
n n n n n n n n n n n n n subgen R! Subsect	Barbata Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	9 8 1	B	2		64	1	1		
H  H  H  H  H  H  H  H  H  H  Subgen R  Subsect RI  Subsect	Campanulata Campylocarpa Falconera Fortunea	8 1	8	2						
y  n  n  n  n  n  n  n  n  n  n  n  subgen R  Subsect RI  Subsect	Campylocarpa Falconera Fortunea	1		-	2	2	2	1	1	
n n n n n n n n n n n n subgen. R Suct. R!	Falconera Fortunea			2	4	4	2			
u u u u u u u u u u u u u u u u u u Subgen. R Sect. R!	Fortunea	12	2	1	1	1	1			
u u u u u u u u u u u u u u u u u u u		0	1	2	3	3	2			
n n n n n n n subgen. R Sect. R!	Fulva	2	1	1		1				
" " " " " " " " " " Subgen. R Sect. R!		2								
n n n n n subgen. R Subsect.	Grandia	ò	4	1	2	1				
" Subgent R Subsect	Irrorata	4	1	1		2				
u u u u u u u u u u u u u u u Subgen. R! Subsec	1.actea	8			2	1				
u u u u u u u u u u u u u u u u u u u	Nerliflora	20	9	1						
Subgen. R Sect. R Subsec	Parishia	1	8	1		1				
Subgen. R Sect. R Subsec	Selensia	4	1							
Subgen. R Sect. Ri Subsec	Souliea	1								
Subgen. R Sect. R Subsec	Taliensia	9	1			1				
Sect. Ri Subsec	Thomsonia	12	4	3	2	1	1			
Subsec	Rhododendron	75	35	22	20	15	9	1	2	2
H	thododendron	63	32	18	15	13	6			1
H	ct. Baileya	1								
	Boothia	6	3	2	1	1				
	Camelliaeflora	1			1					
Д.	Campylogyna	1	1							
17	Cinnabarina	5			2	2	1			
H	Edgeworthia	3	2	1	2	2	1			
12	Fragariflora	2			1	1	1			
17	Genestieriana	1	1							
n	Glauca	4	2	1	2	1				
tt	Heliolepida	1	2							
Đ	Lapponica	4	2	1.	1	1				
Ð	Lepidota	2	1			1.	2			
B	Maddenia	11	6	9	4	4	2			
72	Monantha	3	1	2						
t*	Saluenensia	3	1							
17	Tephropepla	3	3	1						
f7	Trichoclada	3	2							
16	Triflora	4	4	1						1
6.	Uniflora	4	1							
B	Virgata	1			1	1				
	ogonanthum	9	1	3	4	1	9	1	2	1
Sect. Vi		3	2	1	1	1	1			
总		170	66	38	37	33	18	3	3	2

西藏杜鹃区系与云南、四川及缅甸北部的关系最为密切<sup>[14]</sup>,约有85种与云南、四川共有,约有40种与缅甸北部共有。不难看出,它们之间由于地史关系的悠久,因而植物区系关系至为密切。其次与印度东北部、不丹、锡金、尼泊尔、克什米尔地区关系也十分密切,上述这些地区并无该地特有的亚组而均与西藏共有,就种而言,巴基斯坦、克什米尔、尼泊尔的全部种都与西藏共有。锡金、不丹有少数特有种,但90%以上的种与西藏共有。印度东北部有30%的种与西藏共有。沿喜马拉雅山脉自东向西,温度和湿度条件渐差。杜鹃的分化和发展受到限制,种类趋少。阿富汗仅有 11 种,为该地所特有,青海6种,约有2种与西藏共有。除此之外,和亚州其它地区以及欧洲、北美的植物区系关系都比较微弱。显而易见,西藏杜鹃种类虽然复杂,但来源和关系比较简单,70%以上的种与我国西南及喜马拉雅南翼国境线以外的地区和国家所共有,是为西藏植物区系中比较典型的中国一喜马拉雅成分(表1和2)。

杜鹃属植物适生于冷。湿的气候,因而总是伴随着湿润、半湿润的生境而存在,依 赖山地和森林而生长<sup>[7、8]</sup>。在西藏主要集中生长在东南部和喜马拉雅山南坡,越向高原 的内部越少,过了巴青一嘉黎这一条森林分布的西界,杜鹃的分布就绝迹了(图 1)。

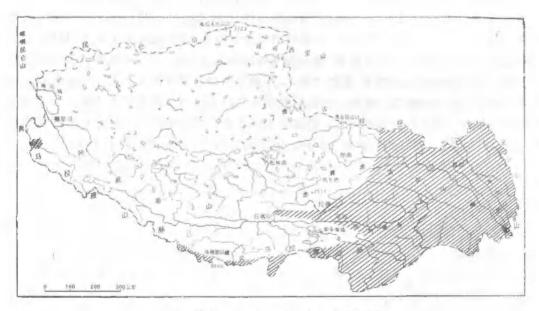


图 1 杜鹃属 (Rhododendrop L.) 在西麓的分布

喜马拉雅山脉的隆起和青藏高原的抬升,不仅制约着杜鹃在东、西或南、北水平方向的分布。而且类群的差异、种类的替代往往在不同垂直高度的植被带内出现。大多数种类分布于海拔2500—4000米之间的山地常绿阔叶林,针、阔叶混交林或针叶林内,树线以上,杜鹃自成群落分布,成为高山温丛的优势种类。但境内那些高山的北坡则缺乏这样的高山景观[11,12]。

## 喜马拉雅山的隆起与杜鹃的分化发展

西藏的杜鹃隶属于 2 个亚属: 1.常绿杜鹃亚属 Subgenus Hymenanthes (Bl.) K. Koch, 共分22个亚组, 西藏有17亚组; 2.杜鹃亚属Subgenus Rhododendron, 共分35个亚组, 西藏有22亚组 (表 3) [3、4、5]。

本属植物在欧洲、北美洲只有少数的亚组和种类;在热带东南亚山区种类虽然丰富,但也仅属于少数的组或亚组级的类群。而在东喜马拉雅一横断山脉地区分化发展却如此强烈,不仅是本属的分布中心之所在,而且也是种系的分化中心。两亚属在这一地区均含有较原始的和高山特化的类群,它们在系统发生上早期就产生了分化,平行发展成两大类群。

喜马拉雅造山运动对青藏地区自然面貌所发生的巨大影响,也明显反映在杜鹃分布 区的改变和种系的分化两方面。

#### 喜马拉雅山隆升造成杜鹃分布区的改观

西藏地区曾发现有少数几个化石资料,如在南木林曾发现属于中新世晚期的化石层,其中有两种杜鹃化石[13],一是叶片较小的有鳙杜鹃,相近于现代广布于喜马拉雅南坡的鳞腺杜鹃R。lepidotum Wall。, 鳙腺杜鹃现今分布小吉隆、聂拉木至墨脱、絮隅、生长在海拔(2400—)3000—4500米的针、阔叶混交林或高山杜鹃灌丛中,在喜马拉雅北坡已经找不到,另一种叶长约7厘米,宽约3厘米,可能是常绿杜鹃亚属之一种,在该化石产地现代已无这一亚属的种类。此外,西藏杜鹃的现代分布区至西南止于小吉隆,但在西藏西端的什布奇、阿富汗的兴都库什、巴基斯坦以及克什米尔地区尚间断分布有少数种杜鹃,而且这些种类大部分都和西藏的相同。还要提到的一个现象是三花杜鹃亚组Subsect。Triflora疏叶杜鹃系Ser。Hanceanum的两个种的间断分布(图 2 ),R。afghanicum

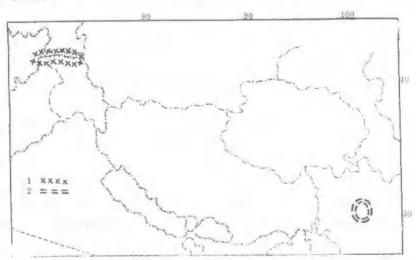


图 2 確叶杜鹃系Ser. Hanceanum (Subgen. Rhododendron Subsect. Triflora) 两个种的间断分布 1.R. alghaicum 2.R. hanceanum

Aitch。et Hemsl,产阿富汗,R。hanceanum Hemsl。产四川西南部,两者以总状花序顶生、具明显的序轴和明显的萼裂片、叶片特征相近等而视为亲缘相近,但前者具总状花序、花柱短而弯弓、花冠钟状则亦与分布在滇西北、藏东南、缅甸东北的灰白杜鹃R。genestierianum Forrest 极其相近,而和阿富汗仅有的 2 种之另一种又绝然不同,无疑可视为孑遗种。联系到近些年来对青藏高原古地理环境的演变所作的考察和探讨表明,喜马拉雅山强烈隆升之前的西藏高原古植被,其生长环境、种类成分是与现代植被完全不同,直至晚第三纪。西藏中部和北部还是森林遍布。因而推论,青藏高原大幅度隆升之前,大约在第三纪。西藏中部和北部还是森林遍布。因而推论,青藏高原大幅度隆升之前,大约在第三纪,杜鹃自起温地——四川、云南向西分布,雅鲁藏布江南北杜鹃普遍分布,东与四川、云南,西与南亚、西亚有着连续的分布历史,而植物沿喜马拉雅山脉所发生的东、西迁移尤为频繁。随第四纪所发生的喜马拉雅急剧隆升,高原的气候趋于干、寒,自然植被在水平和垂直方向逐渐发生演替,难以忍耐干旱的杜鹃属植物自西向东,从北往南退缩到有利于它们生存的地区,上述的间断分布是青藏高原隆升而引起的孑遗现象。在垂直方向,杜鹃的分布则向着高海拔伸展,分化产生了适应高山生境的种类。

### 喜马拉雅山隆升与青藏杜鹃种系的分化和发展

P .

喜马拉雅山脉的急剧抬升,形成了独特的自然条件和复杂的生境,不仅制约着杜鹃的分布,而且从类群的复杂程度也反映出自然历史和生态条件的改变,对杜鹃种系的分化发展产生了深刻的影响。

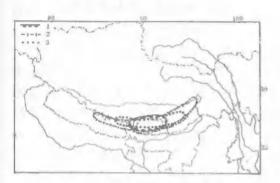
- (1) 原始类群,本属有代表性的原始类群被认为是杯毛杜鹃亚组 Subsect。Falconera(1、2),大叶杜鹃亚组 Subsect。Grandia,(1、2) 此外又如树形杜鹃亚组 Subsect。Arborea,有鳞大花亚组 Subsect。Maddenia也具有某些原始性状。这几个类群分布我国西南山区、缅甸东北、西藏东南隅的古老山地,西藏及喜马拉雅地区虽也有其特有种,但通常明显是上述地区的种类在水平或垂直地带的替代种,说明青藏高原及喜马拉雅山系的年青。例如树形杜鹃亚组的马细花 R。delavayi Franch。,遍布于云南高原的低山和中山,南至泰、越,生于海拔1200—2800 (—3000) 的松林或栎林,它和西藏所产的 3 个种。R。arboreum,R。niveum,R。silvaticum 相比较,在叶形、花序、花的各部形态都很相似,但从叶形大小、叶背毛被可以区别它们。 B 个种分布在西藏米林、错那、亚东、定结、聂拉木、吉隆,国境以外到达不丹、锡金、尼泊尔、克什米尔,生境扩大到海拔2200—3500米的杂木林。针、阔叶混交林、以至冷杉林高山灌丛。随着青藏高原以至云贵高原在喜马拉雅造山运动时期相应地抬升,在这些原始或较原始的杜鹃类群里也出现了与植被替代相适应的变化,某些种类的生境由低海拔的常绿阔叶林扩大到针叶林带,从而也出现了某些种系替代现象。
- (2)特有成分。杜鹃属植物对于水分、温度等生态因子是苛求的。适宜生长于气候温凉、空气高度湿润、土壤偏酸的生境中,空气中的湿度比之雨量尤为重要[9],因而对于生境改变的适应性是不强的,环境条件稍一不同,可能就具备了产生变异的动力。当然也不能排除自然杂交引起的变异现象。喜马拉雅地区丰富的杜鹃种类集中分布在东段南侧,向西和向北种类变得很少。西藏特有种47,占西藏杜鹃总数的28%,主要也是在喜马拉雅山南侧和藏东南,尤其是藏布江大拐弯的狭谷区,这里自然条件复杂,具有有

利于植物保存和分化的多种生态小环境。而中部高原大约只有 3 种为该地区特有。西藏特有种具有新特有种的特点,变异以进化类型为主。分化变异的水平或程度比较低,变异的连续性表明它们属于正在分化中的类型。因而东喜马拉雅地区是杜鹃近代的又一个次生发展中心和新的物种形成中心(表 4 )。

表 4 分布喜马拉雅地区杜鹃各类群的种类

" Can " Can " Fal " Ful " For " Gra " Irro " Lac " Ner " Par " Sou " Tal " The Subsect. B " Boo " Can	nanthes	世界总数 5 14	各类群种数	占世界总数百分比	特有种數	东喜马拉雅 南坡种数	西喜马拉雅 南握种数	喜马拉那 北坡种聚
Sect. Hymen. Subsect. A  Bar  Can  Can  Fal.  For  For  Lac  Ner  Par  Sou  Tal  The  Subgen. Rhodo  Sect. Rhodo  Subsect. B  Can  Can  Can  Lac  Lac  Lac  Han  Can  Can  Lac  Lac  Han  Can  Can  Can  Can  Can  Can  Can	nanthes Arborea rbata mpanulata		3				1	
Sect. Hymen. Subsect. A  Bar  Can  Can  Fal.  For  Gra  Irro  Lac  Ner  Par  Sou  Tal  The  Subsect. B  Can  Can  Can  Ket.  Lac  Lac  Lac  Lac  Lac  Lac  Lac  La	nanthes Arborea rbata mpanulata		3					
Subsect. A  Bar  Can  Can  Can  Fal.  For  Gra  Irro  Lac  Ner  Far  Sou  Tal  The  Subsect. B  Can  Can  Can  Can  Lac  Man  Man  Man  Man  Man  Bar  Can  Man  Man  Bar  Can  Man  Man  Man  Bar  Can  Man  Man  Man  Man  Man  Man  Man	Arborea rbata mpanulata		3					
" Can " Can " Fal " Ful " For " Gra " Irro " Lac " Ner " Par " Sou " Tal " The Subsect. B " Boo " Can	mpanulata	14		60	3	3	1	
# Cam # Fall # For # For # Gra # Irro # Lac # Ner # Par # Sou # Tal # The Subgen. Rhodo Subsect. B # Boo # Cai # Cai # Cai # Cai # Cai # Lac # Lac # Lac # Ma # Mo	-		7	50	5	5	1	1
# Fall # For # Gra # Irro # Lac # Ner # Par # Sou # Tal # The Subgen. Rhodo Subsect. B # Boo # Cai # Cai # Cai # Ed # Fra # Lac # Le # Ma # Mo	mpylocarpa	1	8	100	8	8	1	
# Fall # For # Gra # Irro # Lac # Ner # Par # Sou # Tal # The Subsect. B # Boo  # Cai # Cai # Cai # Ed # Fra # Lac # Ma # Mo		2	1	50		1		1
# For # Gra # Lac # Lac # Ner # Par # Sou # Tal # The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B # Gai # Cai # Cai # Cir # Ed # Fra # Lac # Lec # Ma	lconera	13	5	38	4	5		
" Gra " Irro " Lac " Ner " Par " Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Can " Can " Cir " Ed " Fra " Gla " La; " Le; " Ma	lva	2	1	50		i		
I Irro II Lac II Ner II Par II Sou II Tal II The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B II Boo II Can II Can II Can II Ed III Fre III Gle III Lag III Ma III Mo	rtunca	29	1	3	1	1		
" Lac " Ner " Par " Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Car " Car " Car " Car " Ed " Fre " Gla " Laj " Lej " Ma	andia	14	3	21	2	3		
" Lac " Ner " Par " Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Car " Car " Car " Ed " Fre " Gla " Laj " Lej " Ma	orata	20	4	20	4	4		
" Ner " Par " Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Cai " Cai " Cai " Ed, " Fre " Gla " Laj " Lej " Ma	ictea	12	7	50	4	7		
" Par " Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Car " Car " Cir " Ed, " Fre " Gla " Laj " Lej " Ma	eriiflora	30	5	17	2	5		
" Sou " Tal " The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo " Cai " Cai " Cir " Ed " Fre " Gle " Laj " Lej " Ma	rishia	8	1 .	13	1	1		
" Tal " The Subgen. Rhode Sect. Rhode Subsect. B " Boo " Car " Car " Cir " Ed " Fra " Gla " Laj " Lej " Ma	uliea	2	1	50		1		
" The Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B " Boo Can Can Cin Cin Cin Cin Cin Cin Cin Cin Cin Ci	liensia	36	4	11	1	3		3
Subgen. Rhodo Sect. Rhodo Subsect. B  "Boo Can Can Cin Ed "Fra "Gla "Laj "Lej "Ma	iomsonia	17	9	53	6	10		1
Sect. Rhodoc Subsect. B  # Boo Cai # Cai # Cir # Ed # Frs # Gla # Laj # Lej  Ma # Mo								
Subsect. B  # Boo  Cai  # Cai  # Cir  # Ed,  # Fre  # Gla  # Laj  # Lej  Ma  # Mo								
# Boo		1	1.	100	1	1		
Can Can Cir	oothia	7	3	43	2	3		
" Can " Cir " Ed " Fre " Gle " Laj " Lej " Ma	amelliaeflora	2	2	100	2	2		
" Cir " Ed. " Fre " Gle " La; " Le; " Ma	ampylogyna	1	E	100		1		
" Ed " Fre " Gle " La " Le " Ma	innabarina	6	6	100	6	6		
" Fre " Gle " Laj " Lej " Ma	dgeworthia	3	2	67	1	2		1
η Gla н Laj н Lej ≡ Ма	ragariflora	2	2	100	0	2		į.
" Laj " Lej " Ma	lauca	6	1	67	2	8		1
" Le " Ma	apponica	26		8		2		
■ Ma	epidota	2	2	100	1	2		
" Mo	addenia	42	8	19	6	8		
	onantha	4	2	50	2	2		
, LG	ephropepla	4	1	25	1	1		
	richoclada	5	1	20	1	1		
	riflora	32	1	3	1	1		
	niflora	5	3	60	2	9		
	irgata	2	1	50		1		
Sect. Pogon		16	10	63	7	7	1	4
Sect. Vireya		286	1	0.4		1		
B B	计		115		80	105	4	10

喜马拉雅地区尚有特有的 5 个亚组。辐花杜鹃亚组 Subsect。Baileya (1种),茶花杜鹃亚组Subsect。Camelliaeflora (2种),朱砂杜鹃亚组Subsect。Cinnabarina (5种),草莓花杜鹃亚组Subsect。Fragariflora (2种),钟花杜鹃亚组 Subsect。Campanulata (8种),均沿着喜马拉雅山脉分布(图 3、4)。它们可能分别是从各自相近缘的类群在喜马拉雅特殊的自然条件下分化发展起来的,在形态特征上又都有不同程度的进化或特化,无疑是这一巨大山脉隆升的产物,表明了在这一特有的自然生境中种系分化的活跃,种系特有性之明显。



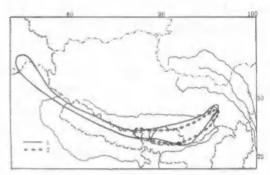


图 4 喜马拉雅特有亚组的分布区 1.Subsect. Campanulata 2.Subsect. Cinnabarina

辐花杜鹃亚组仅含1种R. baileyi Balf. f., 产西藏错那、洛扎、察隅; 不丹、锡 金, 生于海拔3200-4300米。花冠辐状, 花序多花, 6-9朵成短总状, 叶较大。叶 背鳞片密被且边缘有细钝齿。 它可能是由分布于滇西北、 缅甸东北至喜马拉雅的 鳞 腺 杜鹃亚组 Subsect. Lepidota 演化而来。茶花杜删亚组现知有 2 种。产西藏定日、隆子; 尼泊尔、锡金、不丹;生于海拔2800米左右。为附生有黑杜鹃,花冠短阔管状,内面喉 部有毛环, 花冠裂片极开展, 外面有鳞片, 雄蕊12-16枚, 它们可能由有鳞 大 花 亚 组 Subsect. Maddenia 特化而来。朱砂杜鹃亚组分布于西藏定结、亚东、错那、朗县、隆子、 墨脱等地,尼泊尔、锡金、不丹也有;生长海拔2700—3000(—3900)米。花序为顶生 或侧生短总状, 花冠筒状圆柱形, 厚而肉质, 裂片直立或近于直立, 花柱下部常被柔 毛。这些特征构成了有别于其它类群。草莓花杜鹃亚组分布于吉隆、聂拉木、定结、亚东、 错那、朗县、米林、林芝, 尼泊尔、锡金、不丹也有; 生于海拔3500-4800 (-5000) 米。 它们的形态、习性均似高山杜鹃亚组Subsect。Lapponica, 不同的是叶下鳞片疏离, 小 枝、花梗或叶通常有粗毛或柔毛,沿喜马拉雅自东向西分布,植株的毛被越益明显,显 示了与高山杜鹃亚组的分布中心相隔离所产生的形态分异。形成了喜马拉雅与横断山脉 东、西相对应的两个高山类群。钟花杜鹃亚组的分布自西藏波密沿喜马拉雅向西分布到 克什米尔; 生长海拔(2500-)3150-4500米。这一亚组的种类共同特征是叶长圆形。 先端钝, 叶背被毛, 花冠钟形, 子房通常无毛, 是包含了一些多少异质的成员, 有着分 别以 R. campanulatum, R. fulgens, R. lanatum为代表的三个明显的类型, 在形态特 征上与树形杜鹃亚组 Subsect. Arborea、镰果杜鹃亚组Subsect. Fulva、大理杜鹃亚组

Subsect. Taliensia 和薄毛杜鹃亚组 Subsect. Lactea 有近缘关系,可能由这些亚组的某些种类在向高山扩展中分化或特化而来。上述 5 个亚组在分类特征上既保留了某些原始性又表现了不同程度的进化和特化,各类群所含种类均少,联系它们的生长环境,可以认为在喜马拉雅隆升过程中,由某些原始的或较为原始的杜鹃在水平或垂直方向分化产生的新的种系。因地理、生态的隔离,其分化达到了亚组级的水平。而在喜马拉雅北翼、尤其是青藏高原的高原面上,只有为数极少的特有种,更无亚组级的特有类群。

(3)高山杜鹃。"高山杜鹃"是若干个适应高山生境的进化或特化类群。大部分种类的习性为矮小灌木,叶片小。毛被厚或鳞片密,花少,单花或几朵簇生枝顶,花冠色彩大都浓郁艳丽,花基数稳定等特征。种类很多。以有鳞的杜鹃亚属的种类占优势。

有一些高山类群,如蜜腺杜鹃亚组 Subsect。Thomsonia,单花杜鹃 亚 组 Subsect。Uniflora,怒江杜鹃亚组 Subsect。Saluenensia 等,常出现有滇西北、缅甸北部一藏东南相对应的种类。也有一些类群如鳞腺杜鹃亚组 Subsect。Lepidota 中的 R。 lepidotum在西藏境内明显可见植株体态、叶形大小随海拔而异,但又是连续不间断的类型,看来山脉上升快而持续,变异随之出现而中间类型得以保留。有一些类群如疏花杜鹃亚组Subsect。Neriiflora,在藏东南、滇西北相邻的不大的范围内,分化了若干难于分辨的变异类型。它们可能是一些正在分化中的年轻种系,或者是一些易于发生自然杂交的种系。

青藏高原的高山杜鹃大多数系来自云南、四川(图 5)。尤其是横断山脉地区复杂的自然条件,孕育了丰富的种类[16],也是高山杜鹃的摇篮地。这一事实可以从羇花杜鹃组Sect. Pogonanthum和高山杜鹃亚组 Subsect. Lapponica 的现代分布图景得到启示。

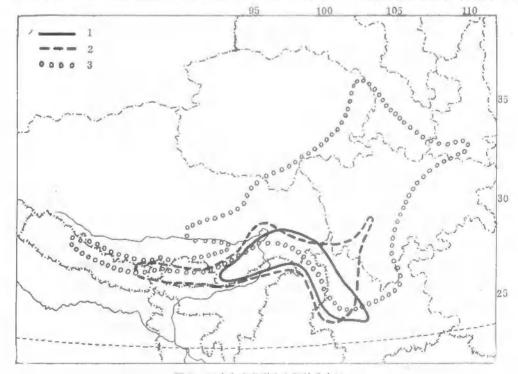


图 5 三个高山类群在中国的分布区

1. Subsect. Neriiflora 2. Subsect. Thomsonia 3. Subsect. Lapponica

这两个分类群的种类均以滇、川、灩为其现代分布中心,但对温度、湿度的适应性不同,前一类群沿东、西方向、后者在南、北方向伸展很远(图 5 、6),西至克什米尔、阿富汗、北至北亚、北欧和北美。可以认为它们在青藏高原形成之前,第四纪冰期未到来时就已广泛扩展了,因而在起源发生上是比较古老的,可能在起源中心是较早特化出来的一支,但在青藏高原形成的过程中又有新的分化。这两个分类群在青藏高原和喜马拉雅地区共有14种,其中 9 种特有。

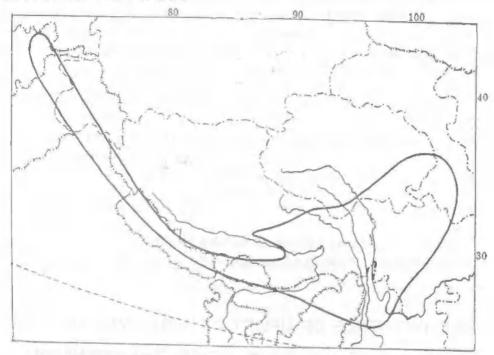


图 6 觸花杜鹃组 Sect. Pogonanthum (Subgen. Rhododendron)的分布

综上所述, 杜鹃在青藏高原的分化发展有如下特点,

- 1. 西藏和喜马拉雅的杜鹃在水平和垂直方向的分布及种系的分化发展,都受到喜马拉雅造山运动和青藏高原隆升的深刻影响。
- 2.东喜马拉雅(主要是南翼)具有丰富的种类,富于特有种和特有类群,是本属的 又一个次生发展中心和分化中心。
- 3.西藏及其邻近地区的杜鹃,大多可能是在第三纪自云南、四川的古老山地向西分布而来。从类群和种类的共有关系以及种类的替代现象,说明它们存在着地理和区系方面的密切关系。以后的喜马拉雅造山运动和横断山脉的相应抬升,形成了相对隔离而又多样化的环境。黑此两地分化和发展了各自的特有种系。
- 4.西藏没有特有的杜鹃原始类群,仅有和相邻地区共有的种或分化水平较低的制代种。高原内部也无特有的高山类群,一些就地特化的新种系往往只达到亚种或变种的程度。因而除了说明西藏与邻接的中国西南山区的杜鹃有共同的起源和共同的植物区系发展的历史,同时也可说明,与杜鹃属在被子植物系统演化中起源的古老历史相比,喜马拉雅山脉和青藏高原形成的地史是相对年轻的。

### 参考文献

- [1] Hutchinson, J., 1946; Evolution and Classification of Rhododendrons. The Rhododendron Year Book, 1:42-47.
- [2] Hutchinson, J., 1947. The Distribution of Rhododendrons. The Rhododendron Year Book, 2:87-98.
- (3) Sleumer, H., 1949: Ein System der Gattung Rhododendron L., Bot. Jahrb.74 (4):511-552.
- [4] Cullen, J. & Chamberlain, D. F., 1978, A Preliminary Synopsis of the Genus Rhododendron. Notes R. B. G. Edinb. 36 (1):105-126.
- (5) Cullen, J. & Chamberlain, D. F., 1979; A preliminary Synopsis of the Genus Rhododendron; II. Notes R. B. G. Edinb. 37 (2):327-338.
- [6] Stevenson, J. B., 1947, The Species of Rhododendron. The Rhododendron Society.
- [7] Bowers, C. G., 1960, Rhododendron and Azaleas (Second Edition). New York, The Macmillan Company.
- [8] Leach, D. G., 1962, Rhododendron of the World. George Allen and Unwin LTD.
- (9) Ward, F. K., 1949, Rhododendron in the Wild. The Rhododendron Year Book, 4:9-19.
- [10] 吴征镒, 1979; 论中国植物区系的分区问题。 面南植物研究。 1 卷 1 期, 1 22.
- 〔11〕 张经炜、王金亭, 1966; 西藏中部的植被。科学出版社。
- [12] 中国科学院西藏科学考察队,1975; 珠穆朝玛峰地区科学考察报告(1906—1968),自然地理。科学出版社。
- [13] 李浩敏、郭双兴, 1976: 西藏南木林中屬世植物群, 古生物学报, 15 (1): 7-17.
- [14] 闵天禄、方瑞征。1979; 杜醴属的塭理分布及其起温问题的探讨。云南植物研究。1卷2期,17-28。

# THE INFLUENCE OF UPLIFT OF HIMALAYAS ON THE FLORISTIC FORMATION OF GENUS RHODODENDRON

Fang Rhui-zheng Ming Tien-lu

(Kunming Institute of Botany, Academia Sirica)

#### SUMMARY

The genus Rhododendron plays an important role in the Xizang Iloristic and vegetational formation. There are over 170 species (not including subspecies and varieties). It stands first on the list of the largest genera of the Tibetan Angiosperms. The abundance of its species is next to that of Yunnan only.

The species of *Rhododendron* in Xizang belong to 2 subgenera, 1. Subgen. Hymenanthes may be classified into 22 subsections, 17 of which are found in Xizang. 2. Subgen. *Rhododendron*, out of a total of 34 subsections 22 are found in Xizang. In the E. Himalayas-Hengduan Mountains-system the differentiation and development of these two subgenera are taking place vigorously. Thus it is clearly a centre of distribution and development for them.

Analysing the present or historical distribution of the prinitive groups, the endemic elements and the alpine groups of genus *Rhododendron*, and in correlation with the geological history of the Qinghai-Xizang plateau, the differentiation and development of *Rhododendron* in Qinghai-Xizang plateau show the following characteristic,

- 1. The Himalayan orogeny and the upheaval of the Qinghai-Xizang plateau not only changed the natural areas of the horizontal and vertical distribution of Rhododendrons in Xizang and its neighboring regions, but also influenced profoundly on the differentiation and development of these taxa.
- 2. The eastern Himalayas (mainly in southern flank) are abundant in species with a high proportion of endemic species and groups. They form here another secondary developmental centre.
- 3. Most Rhododendrons of the Himalayas and adjacent regions spread westwards from the ancient landmass of Yunnan-Sichuan probably in early Tertiary period. As for the common relation of groups or species and the vicarism of species indicate that the above-mentioned regions had a close affinity in respect of the geography and flora. Thereafter, the complex and relatively separated environments are formed during the time of the Himalayan orogeny and the corresponding upheaval of Hengduan -Mountains-system. Therefore it has characters all of its own in both differentiation and development of those endemic taxa.
- 4. The endemic primitive group is absent in Xizang. There may be found only those species which distribute in common with the neighbouring regions or vicarism of differentiation at a lower level. In the plateau interior where there is no alpine group of one's own in likewise, and yet some new specialized taxa may still be attained merely equal to the level of subspecies or varieties. It means that the Rhododendrons in Qinghai-Xizang Plateau in common with that of the adjacent uplands of south-western China may have the similar origin and a common history of floristic development. On the other hand, compared with the ancient history of origin of the genus Rhododendron which has in the evolutional history of Angiosperms, the geological history of the formation of the Himalayas and Qinghai-Xizang Plateau is relatively in its age of youth,